

- (1975): Vergleichende Riechschwellenbestimmungen bei neotropischen Chiropteren (*Desmodus rotundus*, *Artibeus lituratus*, *Phyllostomus discolor*). Z. Säugetierkunde 40, 269–298.
- SCHMIDT, U. (1978): Vampirfledermäuse. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen Verlag.
- SCHMIDT, U.; GREENHALL, A. M.; LOPEZ-FORMENT, W. (1971): Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*) im Staate Puebla, Mexico. Z. Säugetierkunde 36, 360–370.
- SCHMIDT, U.; MANSKE, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*). Z. Säugetierkunde 38, 14–33.
- SCHMIDT, U.; SCHMIDT, C. (1977): Echolocation performance of the vampire bat (*Desmodus rotundus*). Z. Tierpsychol 45, 349–358.
- SCHNEIDER, H. (1978): Der Paarungsruf des Teneriffa-Laubfrosches: Struktur, Variabilität und Beziehung zum Paarungsruf des Laubfrosches der Camargue (*Hyla meridionalis* Böttger, 1874, Anura, Amphibia). Zool. Anz. (Jena) 201, 273–288.
- SCHNITZLER, H.-U. (1973): Die Echoortung der Fledermäuse und ihre hörphysiologischen Grundlagen. Fortschr. Zool. 21, 136–189.
- SIMMONS, J. A.; FENTON, M. B.; O'FARRELL, M. J. (1979): Echolocation and pursuit of prey by bats. Science 203, 16–21.
- VERNON, J.; PETERSON, E. (1966): Hearing in the vampire bat, *Desmodus rotundus murinus*, as shown by cochlear potentials. J. Audit. Res. 6, 181–187.
- Anschrift der Verfasser:* Prof. Dr. UWE SCHMIDT, GERHARD JOERMANN, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*

II. Lautaussendung im Flug und Korrelation zum Flügelschlag¹

Von G. JOERMANN und U. SCHMIDT

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 1. 9. 1980

Abstract

Echolocation in the common vampire bat, Desmodus rotundus. II. Sound emission during flight and correlation with wing beat

Investigated was the pattern of orientation sounds in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*, in a flight tunnel. The correlation between the emission of sounds and the position of the wings was studied by means of stroboscopic photographs.

During flight the sounds are produced in groups. Approaching the landing site the number per group is raised (from 2 to 5; the final buzz contains 10 to 14 sounds) and the pulse intervals are shortened (from 26–28 ms to 12–14 ms). Sound production and wing beat cycle (85–100 ms) are correlated so that the first sound of the group is emitted at the beginning of the upstroke; the pause is found during the downstroke. Sound duration is reduced in the approach phase from 1.4 ms to 0.4 ms; duration and repetition rates are altered in thus respect that always 4 to 5 % of the time is occupied by sounds.

The frequency of the flight sounds is similar to the resting sounds (two frequency modulated harmonics); only in the terminal phase the bandwidth of both components is cut down. The sweep rate of the lower component is raised in *Desmodus rotundus murinus* from 25–30 kHz/ms in free flight to 50–60 kHz/ms shortly before landing. During free flight a sound intensity of ca. 110 dB SPL was calculated (10 cm in front of the head). The amplitude is continually diminished down to 85 dB in the terminal phase. The functional significance of this effect is discussed.

¹ Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Einleitung

Durch ihr Echoortungssystem werden die Mikrochiropteren in die Lage versetzt, auch bei völliger Dunkelheit zu fliegen. Wie Untersuchungen an verschiedenen Fledermausarten gezeigt haben, verändert sich das Muster der Orientierungslaute je nach Flugsituation. Am Beispiel des Insektenfanges unterteilten GRIFFIN et al. (1960) den Flug in drei Stadien – freier Flug, Annäherungs- und Schlußphase –, in denen charakteristische Lautmuster auftreten. So wird z. B. in der Annäherungsphase die Lautfolge erhöht und die Lautdauer verkürzt. Entsprechende Veränderungen finden sich auch beim Anflug auf den Landeplatz sowie beim Passieren von Hindernissen, Orientierungsproblemen also, die von allen Fledermäusen, nicht nur Insektenjägern, gelöst werden müssen (MÖHRES und NEUWEILER 1966; SUTHERS 1967; SCHNITZLER 1968, 1970; GUSTAFSON und SCHNITZLER 1979).

Bei der Gemeinen Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*, ist über die Lautproduktion im Flug nichts bekannt. Es erscheint besonders interessant, wie diese extrem spezialisierte Fledermausart, deren Ruhelaute eine sehr niedrige Intensität aufweisen und deren Ortungsleistung sich in Dressurexperimenten als recht gering erwies (SCHMIDT und SCHMIDT 1977), ihr Ortungssystem an die Erfordernisse des Fluges anpaßt.

Material und Methode

Als Versuchstiere dienten 7 *Desmodus r. rotundus* aus Kolumbien und 7 *Desmodus rotundus murinus* aus Mexiko. Die Fluganlage bestand aus einem 2,75 m langen Tunnel (60 cm breit und hoch), dessen Wände aus samtverkleidetem Maschendraht gefertigt waren. Eine Glasscheibe im mittleren Drittel erlaubte die Beobachtung und Photographie des Fluges. Beide Schmalseiten waren mit grobem Stoff bespannt und dienten als Start- und Landeplatz. Zur Aufnahme der Ortungslaute ragte ein Meßmikrophon (B & K 4135) durch eine Öffnung der Landefläche in den Flugtunnel (Registrierung der Laute auf ein Hochfrequenztonbandgerät, Lennartz 6000/800). Um den Ablauf der Flügelbewegungen zu

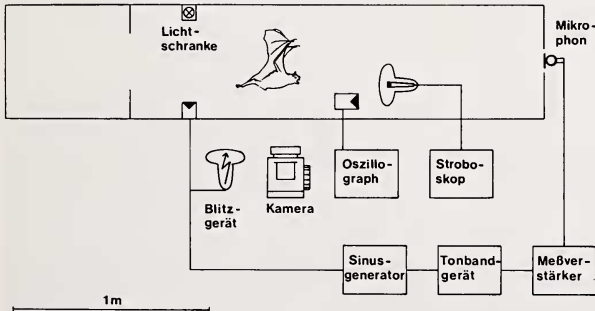


Abb. 1. Schema des Flugtunnels und der Apparatur für Lautregistrierung und Stroboskopaufnahmen

studieren, wurde ein Teil der Flüge unter stroboskopischer Beleuchtung bei geöffnetem Kameraverschluß photographiert. Bei diesen Versuchen war eine Lichtschranke so geschaltet, daß beim Durchflug des Versuchstieres ein zusätzliches stärkeres Blitzgerät ausgelöst wurde, das die entsprechende Flugphase auf dem Photo hervorhob. Gleichzeitig wurde mit einem kurzen Signal auch die Tonbandaufzeichnung markiert, so daß eine spätere Zuordnung von Lautausendung und Flügelstellung möglich war (Abb. 1). An Oszillograph, Sonograph und Frequenzspektrograph wurden Dauer, Amplitude und Frequenzaufbau analysiert (SCHMIDT und JOERMANN 1981).

Nach einer kurzen Eingewöhnung konnten die Versuchstiere dazu gebracht werden, auf Kommando vom Startplatz loszufliegen und die Strecke zügig zu durchqueren.

Ergebnisse

Der Flug von *Desmodus* ist gekennzeichnet durch kräftige, gleichmäßige Flügelbewegungen. Der Abschlag wird zunächst gerade nach unten geführt (Abb. 2b). Dabei sind die Finger gespreizt und die Flughaut gespannt. Die letzten Glieder des dritten Fingers sind leicht abgelenkt, wodurch die Flügelspitze nach oben abgewinkelt wird (Abb. 2c). Zum Aufschlag werden die Arme erst nach vorn bewegt und dann angehoben. Dabei bleiben die Flügel zunächst parallel, nahe am Körper (Abb. 2d); die Finger werden etwas zusammengelegt (Abb. 2e). Wenn die Arme ihre Aufwärtsbewegung fast beendet haben, werden in einer ausholenden Bewegung die Finger wieder gespreizt, um die Flügel für den folgenden Abschlag aufzuspannen (Abb. 2f). Bezogen auf den Kopf des Tieres führt der Daumen eine elliptische Bewegung aus. Ein vollständiger Bewegungszyklus benötigt etwa 90 ms (Flügelschlagfrequenz 11 Hz). Auf der knapp 3 m langen Flugstrecke erreichten die Vampire eine Maximalgeschwindigkeit von 4 m/s. Der Kopf wird während des Fluges starr geradeaus

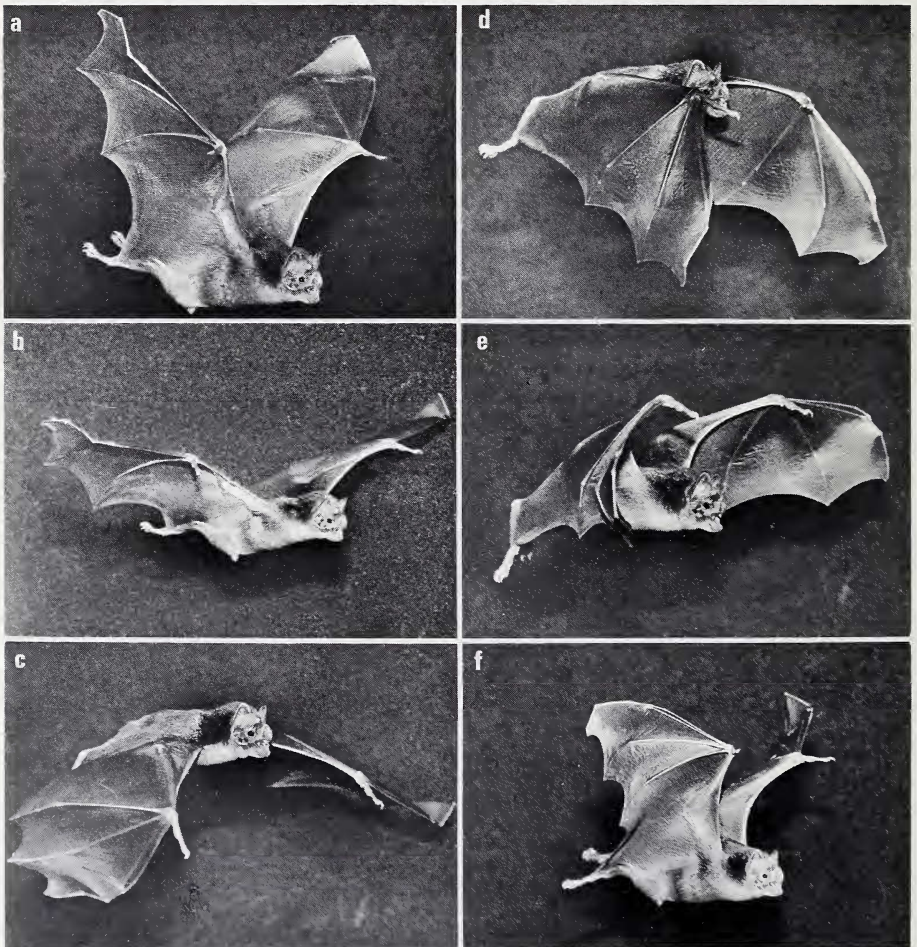


Abb. 2. Aufeinanderfolgende Flugphasen von *Desmodus rotundus murinus* (a-c: Abschlag; d-f: Aufschlag)

gehalten, das Maul ist stets geöffnet und die Ohrmuscheln sind unbewegt, trichterförmig nach vorn gerichtet.

Wiederholrate der Ortungslaute und Zuordnung zum Flügelschlag

Im Gegensatz zum ruhenden Tier werden die Laute im Flug streng regelmäßig in Gruppen abgegeben. Am Anfang des Fluges handelt es sich um 2er und 3er Gruppen, während des Fluges wird die Anzahl der Laute pro Gruppe auf 4 oder 5 gesteigert; am Ende des Fluges ist stets eine lange Salve aus 10 bis 14 Lauten zu finden, die 150 bis 200 ms vor der Landung beginnt. In Abb. 3 äußert sich diese Gruppierung darin, daß jeweils ein langes Intervall mit einem oder mehreren kürzeren abwechselt.

Die Lautintervalle innerhalb der Gruppen betragen am Anfang des Fluges zwischen 26 und 28 ms und werden gegen Ende auf 14–16 ms verkürzt (Abb. 3). In der langen Endgruppe betragen die Intervalle im Mittel nur noch 12–14 ms; das entspricht einer Wiederholrate von 65–75 Lauten/s. Die Intervalle zwischen den Lautgruppen verkürzen sich während des Fluges ebenfalls. Sie werden von 36–40 ms am Anfang auf 27–29 ms am Ende reduziert. In gleicher Weise verändert sich auch die Lautdauer; sie nimmt von 1,2 bis 1,4 ms kurz nach dem Start auf 0,4 ms während der Landephase ab. Da die Gruppen gegen Ende des Fluges mehr Laute enthalten, bleibt die Gruppendauer – die Dauer einer Lautgruppe einschließlich der nachfolgenden Pause – etwa konstant. Sie beträgt zwischen 85 und 100 ms, nur die Endgruppe ist ca. doppelt so lang. Diese Gruppendauer stimmt mit der Dauer eines Flügelschlages überein, was auf einen Zusammenhang zwischen Lautausendung und Flügelbewegung schließen läßt. Durch Kombination von Lautaufnahmen und Stroboskopphotos konnte diese Beziehung geklärt werden. In Abb. 4 sind unten die Zeitpunkte der Lautausendung durch senkrechte Striche markiert (sie sind jeweils auf den Kopf des Tieres bezogen). Es zeigt sich, daß die Lautgruppe jeweils im Aufschlag abgegeben wird. Die Auswertung von 16 solcher Aufnahmen ergab, daß der erste Laut einer Gruppe sehr konstant in den Übergang vom Abschlag in den Aufschlag fällt, während das Ende der Lautgruppe variabler ist; es liegt im ersten Drittel des folgenden Abschlages (Abb. 5). Im letzten Abschlag vor der Landung ist die Lautausendung durch keine sichtbare Pause unterbrochen. Dadurch kommt die 10 bis 14 Laute umfassende Schlußgruppe zustande (Abb. 6).

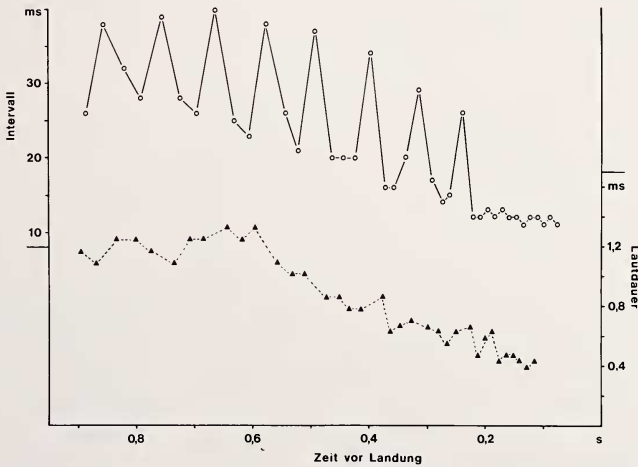


Abb. 3. Intervallzeit (offene Kreise, linke Ordinate) und Lautdauer (geschlossene Dreiecke, rechte Ordinate) eines *Desmodus rotundus murinus* beim Anflug auf den Landeplatz

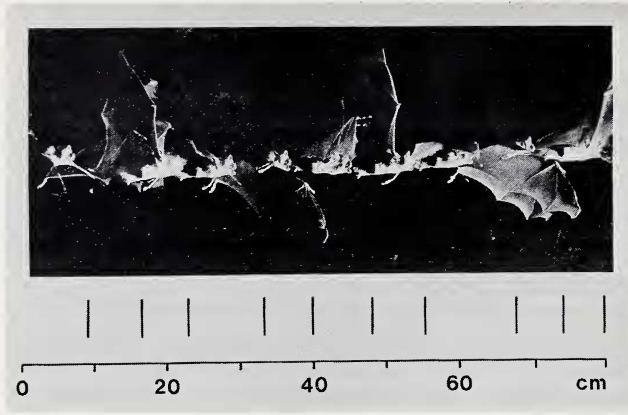


Abb. 4. Ausschnitt aus dem Flug eines *Desmodus rotundus murinus*; unten sind die Orte der Lautaussendung markiert (bezogen auf den oberen Incisivus des Tieres); Intervalle zwischen den Lichtblitzen: 25 ms

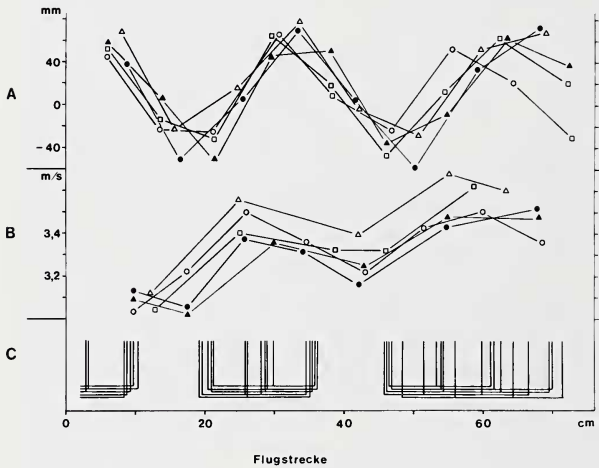


Abb. 5. Zuordnung von Flugphase und Lautaussendung bei 5 Flügen eines *Desmodus rotundus murinus*. A: Flügelstellung; es ist der vertikale Abstand des Daumens vom oberen Incisivus angegeben; B: Fluggeschwindigkeit; C: Orte der Lautaussendung bezogen auf den oberen Incisivus. Die zu einem Flug gehörenden Laute sind gruppenweise durch horizontale Striche verbunden

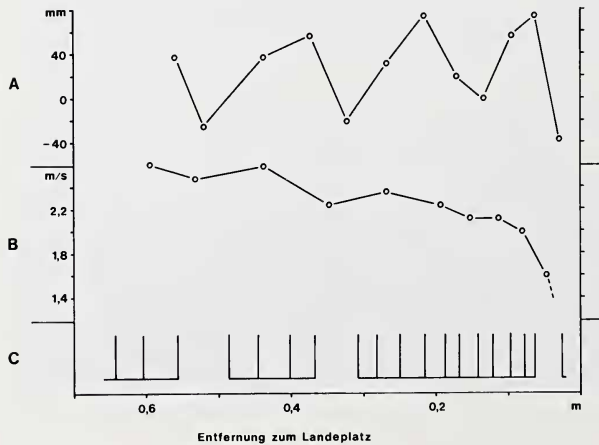


Abb. 6. Anflug eines *Desmodus rotundus murinus* auf den Landeplatz. A: Flügelstellung; es ist der vertikale Abstand des Daumens vom oberen Incisivus angegeben; B: Fluggeschwindigkeit; C: Orte der Lautaussendung bezogen auf den oberen Incisivus

In der Mitte des Flugtunnels legt das Tier etwa 7 cm zwischen 2 Lauten einer Gruppe zurück, der Abstand zwischen 2 Lautgruppen beträgt 10 bis 12 cm. Den Reziprokwert des Lautabstandes bezeichnete SCHNITZLER (1967) als Lautdichte („pulse density“). Sie beträgt hier 14 bzw. 9 Laute/m. Da in der Schlußphase des Fluges die Laute sehr schnell hintereinander abgegeben werden und gleichzeitig die Fluggeschwindigkeit abnimmt, ist die Lautdichte stark erhöht. Bei einer Wiederholrate von 70 Lauten/s und einer Geschwindigkeit von 2 m/s kurz vor der Landung errechnet sich eine Lautdichte von 35 Lauten/m, was einem Lautabstand von 3 cm entspricht.

Lautintensität

Die Intensität der Ruhelaute, 10 cm vor dem Maul der Fledermäuse gemessen, betrug stets 70 bis max. 84 dB (Spitzenwerte relativ $2 \cdot 10^{-5} \text{ N/m}^2$). Im Flugtunnel registrierte das Mikrofon diesen Schalldruck jedoch schon aus einer Entfernung von 2,5 m, was darauf hindeutet, daß die im Fluge ausgesendeten Ortungslaute beträchtlich intensiver sein müssen.

Obwohl sich das Tier während des Fluges dem Mikrofon nähert, ändert sich die von der Apparatur angezeigte Amplitude nur wenig. In Abb. 7 ist der vom Mikrofon registrierte Schalldruck in Abhängigkeit von der Entfernung zum Landeplatz aufgetragen. Vom Startpunkt aus nimmt die Intensität zunächst leicht zu; im Bereich von 1,5 bis 0,2 m vor dem Landeplatz bleibt dann der Schalldruck der Laute konstant zwischen 78 und 80 db. Für diesen Bereich wurde eine Annäherungsgerade für die Amplituden errechnet und in das Diagramm eingezeichnet.

Um vergleichbare Aussagen über den vom Tier erzeugten Schalldruck machen zu können, wurde der unterschiedliche Mikrofonabstand ausgeglichen, und jeder Wert auf die Schallintensität in 10 cm Entfernung zum Tier umgerechnet. Bei der geometrischen Abschwächung wurde angenommen, daß sich die Wellenfront des Ortungslautes als Kugelwelle ausbreitet (GRIFFIN 1971; SALES und PYE 1974) und entsprechend eine quadratische Abnahme der Energie eingesetzt. Durch die parallelen Wände des Flugtunnels ist die Abnahme vermutlich etwas geringer als die theoretischen 6 db für jede Verdoppelung des Abstandes (WILEY und RICHARDS 1978). Dieser Effekt ist jedoch schwer kalkulierbar, besonders für kurze Schallereignisse, und wurde deshalb nicht berücksichtigt. Die atmosphärische Abschwächung betrug für die gegebenen Luftfeuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse 2–5 dB/m je nach Frequenz. Die Umrechnung erfolgte mit 3 dB/m. Diese normierten Amplituden sind durch Dreiecke im Diagramm markiert (Abb. 7). Auf gleiche

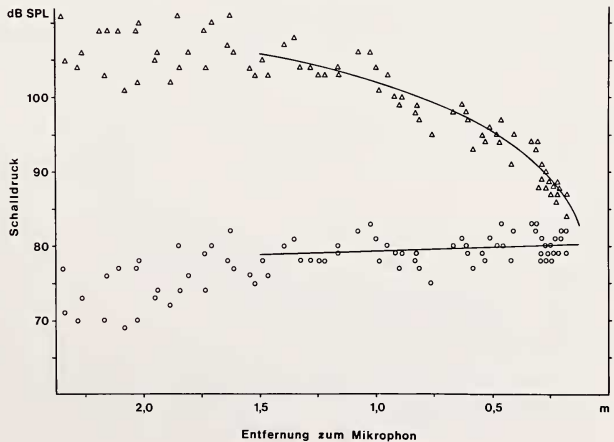


Abb. 7. Intensität der Orientierungslaute in Abhängigkeit von der Entfernung zum Landeplatz bei 3 Flügen eines *Desmodus rotundus murinus*. Kreise: vom Mikrofon registrierter Schalldruck mit Annäherungsgerade; Dreiecke: Schalldruck und Annäherungskurve jeweils auf 10 cm Abstand vom Maul der Fledermaus umgerechnet

Weise wurde auch die Annäherungsgerade umgerechnet. Bis zu einer Entfernung von 1,5 m beträgt die normierte Intensität der Ortungslaute 102 bis 110 dB. Bei weiterer Annäherung nimmt die Amplitude erst langsam, dann immer schneller ab. In 0,2 m Entfernung liegt der Schalldruck nur noch zwischen 85 und 90 dB SPL.

Frequenzaufbau

Der Frequenzaufbau der Fluglaute entspricht prinzipiell dem der Ruhelaute (2 bis 4 abwärts modulierte Harmonische). Die intensivsten Lautkomponenten sind der 1. und 2. Oberton (Tab. 1). Im Gegensatz zu den Ruhelauten ist hier aber der Grundton meistens, der 3. Oberton fast immer vorhanden. Die Intensität dieser beiden Harmonischen ist gegenüber dem Hauptfrequenzbereich in der Regel um 20 bis 25 dB geringer; vereinzelt treten Laute auf, in denen sie mit einer Differenz von nur 12 bis 15 dB etwas stärker hervortreten. Der Frequenzumfang stimmt ebenfalls weitgehend mit dem der Ruhelaute überein; bei *Desmodus rotundus murinus* findet sich eine leichte Erniedrigung der unteren Frequenzgrenzen.

Lautparameter der Fluglaute ($\bar{x} \pm s$) von *Desmodus r. rotundus* (*D.r.r.*) und *Desmodus rotundus murinus* (*D.r.m.*) bei einer Entfernung vom Landeplatz von 1 bis 2 m

		G	1. Ob.	2. Ob.	3. Ob.
<i>D.r.r.</i>	f_A	36,9 ± 2,4	80,4 ± 1,4	102,2 ± 3,3	113,9 ± 3,2
	f_{max}	32,9 ± 2,9	65,9 ± 2,0	78,4 ± 2,0	105,5 ± 2,8
	f_E	27,6 ± 2,0	47,2 ± 2,1	66,8 ± 2,5	97,6 ± 4,3
	I	-20 ± 4,6	-	+2 ± 2,9	-21 ± 4,5
<i>D.r.m.</i>	f_A	34,3 ± 1,5	74,2 ± 2,6	97,4 ± 3,1	107,6 ± 3,8
	f_{max}	29,2 ± 3,4	61,5 ± 2,6	76,0 ± 1,6	97,6 ± 3,9
	f_E	24,8 ± 3,0	43,1 ± 2,1	62,8 ± 2,6	90,7 ± 3,7
	I	-25 ± 2,5	-	+3 ± 2,0	-15 ± 3,7

G = Grundton; Ob. = Oberton; f_A = Anfangsfrequenz (kHz); f_{max} = Frequenz der maximalen Intensität; f_E = Endfrequenz; I = Intensitätsdifferenz (dB) zum 1. Oberton

Bei Annäherung an den Landeplatz bleibt der Frequenzumfang der einzelnen Harmonischen zunächst erhalten. Da sich die Laute dabei verkürzen, muß der Frequenzabfall steiler werden. Wie Abb. 8 zeigt, steigt die Modulationsrate des 1. Obertones bei *Desmodus rotundus murinus* während des Fluges von 25–30 kHz/ms auf 50–60 kHz/ms an. Erst auf den letzten 0,3 Metern der Flugstrecke, in der letzten Lautgruppe, sind Einbußen im Frequenzumfang zu verzeichnen (Abb. 9). Besonders der Anfang des ersten Obertones

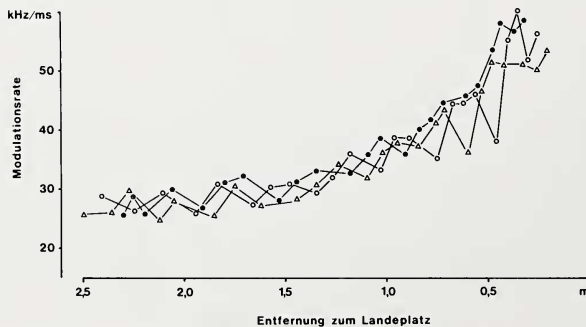


Abb. 8. Modulationsrate (1. Oberton) bei 3 Flügen eines *Desmodus rotundus murinus* in Abhängigkeit von der Entfernung zum Landeplatz

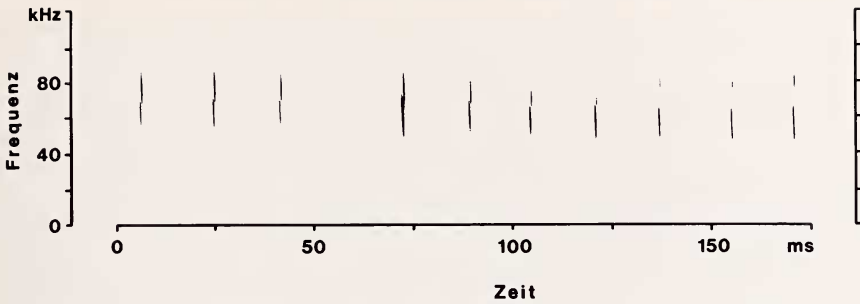


Abb. 9. Sonagramm der Fluglaute eines *Desmodus rotundus murinus*. Der Ausschnitt umfaßt das Ende der zweitletzten Lautgruppe und den Anfang der Schlußgruppe

und das Ende des zweiten Obertones werden beschnitten, was dazu führt, daß sich diese beiden Harmonischen nicht mehr überlappen.

Diskussion

Während des Fluges werden an das Echoortungssystem der Fledermäuse spezielle Anforderungen gestellt (z. B. Vermeidung von Hindernissen, Landung, Lokalisation der Nahrung), die erwarten lassen, daß sich die Tiere in ihrem Ortungsverhalten an die verschiedenen Orientierungssituationen anpassen. Im Flugtunnel lassen sich einige charakteristische Veränderungen in der Lautproduktion erfassen, die bei Annäherung an einen Landeplatz auftreten.

Die Kombination von Lautregistrierung und Stroboskopaufnahmen ermöglicht es, die Lautaussendung der Flugphase zuzuordnen. Bei *Desmodus* beginnt jede Lautgruppe jeweils am Anfang des Aufschlages und endet im ersten Drittel des folgenden Abschlages. Eine ähnliche Zuordnung fand SCHNITZLER (1970) bei *Chilonycteris rubiginosa*, allerdings erstreckt sich hier die Lautgruppe etwas weiter in den Abschlag hinein. *Rhinolophus ferrumequinum* beginnt die Aussendung des ersten Lautes einer Zweiergruppe mitten im Aufschlag, die des zweiten am Beginn des Abschlages (SCHNITZLER 1971). Bei der südamerikanischen *Phyllostomus hastatus* findet sich eine Zuordnung von Lautaussendung und Flügelschlag, die mit *Desmodus* übereinstimmt (SUTHERS et al. 1972). In diesen Experimenten konnte auch nachgewiesen werden, daß die Expiration in der Aufschlagsphase erfolgt. Überträgt man diesen Befund auf *Desmodus*, so korrespondiert der erste Laut einer Gruppe mit dem Beginn der Ausatmung. Nur bei der Schlußgruppe erstreckt sich die Lautaussendung über fast zwei Flügelschläge ohne ersichtliche Pause. Es ist unklar, ob hierbei auch während der Inspiration Laute abgegeben werden. Diese Möglichkeit wird für die Fledermäuse diskutiert (ROBERTS 1972). Während eine Schallproduktion im Kehlkopf sowohl bei einwärts als auch bei auswärts gerichtetem Luftstrom prinzipiell denkbar ist (HARTRIDGE 1945), geben ROBERTS (1972) und SUTHERS et al. (1972) experimentelle Hinweise, daß die Lauterzeugung auch während der Einatmung mit einer kurzen Umkehr des Luftstromes verbunden ist.

Beim Zurücklegen der knapp 3 m langen Flugstrecke änderten sich die Dauer, die Wiederholrate und die Intensität der Ortungslaute. Mit ca. 1,5 ms waren die Ortungslaute am Anfang des Fluges erheblich länger als die Ruhelaute (< 1 ms). MÖHRES und NEUWEILER (1966), die bei *Megaderma lyra* ebenfalls längere Laute im freien Flug feststellten, weisen darauf hin, daß dadurch die Gesamtenergie der Laute erhöht ist. Deshalb ist die größere Lautdauer, wie sie am Beginn des Fluges auftritt, als ein Mittel anzusehen, die Reichweite der Ortungssignale zu steigern. In der Endphase des Fluges wurde die Dauer auf minimal 0,3 ms reduziert. Diese kurzen Laute enthalten nur noch 20 bis 25 einzelne

Wellen. Eine Verkürzung der Laute im Lande- oder Beuteanflug ist von vielen Fledermausarten bekannt (SUTHERS 1965; CAHLANDER et al. 1964). Meist wird sie mit der Vermeidung von Überschneidungen zwischen Laut und Echo begründet (NOVICK 1971). Bei *Desmodus* allerdings sind die Laute – abgesehen von den letzten 0,2 m der Flugstrecke – wesentlich kürzer als zur Vermeidung von Überlappungen nötig ist, selbst wenn man gemäß der Optimalempfängertheorie eine Signaldauer von weniger als der halben Laufzeit fordert (GLASER 1974; NEUWEILER 1977). So wird schon in 0,75 m Entfernung – dies entspricht einer Gesamtlaufzeit von 4,5 ms – die Lautdauer unter 1 ms gesenkt. Wichtiger scheint demnach zu sein, daß kurze Laute in einer komplexen Umgebung mit unterschiedlich weit entfernten Objekten viele diskrete oder wenig überlappende Echos erzeugen, während bei langen Signalen die Reflexionen der Umgebung zu einem einzigen langen Echo verschmelzen (SIMMONS 1977).

GRIFFIN (1958) stellte *Desmodus* wegen der geringen Intensität der Ortungslaute zu den „flüsternden Fledermäusen“. Die Ruhelaute besitzen mit ca. 80 dB SPL nur $\frac{1}{100}$ des Schalldruckes der Vespertilioniden- und Rhinolophidenlaute (SCHMIDT und JOERMANN 1981). Im Flug jedoch können auch die „flüsternden Fledermäuse“ die Intensität ihrer Ortungslaute erhöhen. Bei *Desmodus* konnten hierbei bis zu 110 dB (auf 10 cm Abstand umgerechnet) registriert werden. Das entspricht dem 30fachen Schalldruck der Ruhelaute. Allerdings verändert sich die Intensität der Laute während des Fluges. Ca. 1,5 m vor dem Landeplatz wird der Schalldruck zunächst langsam, dann immer schneller reduziert, bis kurz vor der Landung mit ca. 85 dB der Intensitätsbereich der Ruhelaute erreicht ist. Bei gleichbleibender Lautintensität würde die Echointensität bei Annäherung an das angepeilte Ziel stark anwachsen (für kleine Objekte um 12 dB bei jeder Halbierung des Abstandes; CRACKNELL 1980). Die Reduzierung des Schalldruckes beim Anflug auf den Landeplatz wirkt also dem Anstieg der Echointensität entgegen. Durch die Verringerung der Lautdauer in der Endphase des Fluges wird die Gesamtenergie von Laut und Echo beim Landeanflug zusätzlich verringert.

Eine Abnahme der Intensität während des Fluges wurde auch von BRADBURY (1970) bei *Vampyrum spectrum* beobachtet. Er sieht darin eine Möglichkeit für die Fledermäuse, störende Echos von Objekten in der Nähe des Landeplatzes zu vermeiden und so das angepeilte Ziel akustisch zu isolieren. Ein weiterer Grund ist in der neurologischen Verarbeitung des Echos zu suchen. Elektrophysiologische Experimente haben gezeigt, daß viele Neuronen in der Hörbahn sog. „closed tuning curves“ besitzen, d. h. auf einen bestimmten Intensitätsbereich abgestimmt sind (GRINNELL 1963a; GRINNELL und HAGIWARA 1972; VATER et al. 1979). Geringe Erholzeiten („recovery cycles“) dieses Typs deuten auf eine Funktion als Echodetektoren hin (GRINNELL 1963b; POLLAK et al. 1977). Solche Neuronen setzen voraus, daß die Echos eine bestimmte Intensität nicht überschreiten.

Als dritter Parameter ändert sich während des Fluges die Intervallzeit zwischen den Lauten. Wie von den meisten Fledermausarten bekannt wird sie auch bei *Desmodus* bei Annäherung an den Zielpunkt kürzer (GRIFFIN et al. 1960; SUTHERS 1967; GRIFFIN und SIMMONS 1974). Dadurch erhält das Tier mehr Informationen über den Landeplatz. Eine höhere Wiederholrate ist möglich, da sich die Laufzeit zwischen Lautaussendung und der Ankunft des Echos verringert. Bei *Desmodus* ändern sich Lautdauer und Wiederholrate in der Weise, daß immer 4 bis 5 % der Zeit mit Lauten ausgefüllt sind. Einen ähnlichen „duty cycle“ errechneten SIMMONS et al. (1979) auch für *Phyllostomus hastatus*.

Die Navigationsprobleme, die sich den Fledermäusen während der Landung stellen, sind bei allen Arten ähnlich. Daraus läßt sich auch verstehen, daß trotz der z. T. beträchtlichen artspezifischen Unterschiede der Laute das Ortungssystem bei allen bisher untersuchten Arten in gleicher Weise reagiert. Stets werden bei Annäherung an ein Ziel kürzere Laute in schnellerer Folge ausgesendet. Inwieweit auch die Intensitätsänderung ein allgemeines Prinzip darstellt, muß durch weitere, vergleichende Untersuchungen geklärt werden.

Zusammenfassung

In einem Flugtunnel wurde untersucht, wie sich die Ortungslaute der Gemeinen Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*, bei Annäherung an einen Landeplatz verändern. Durch Stroboskopaufnahmen konnte die Aussendung der Laute mit der Flügelstellung korreliert werden.

Die Ultraschall-Orientierungslaute werden im Flug in Gruppen abgegeben. Bei Annäherung an den Landeplatz wird die Anzahl der Laute pro Gruppe erhöht (von 2 auf 5; Schlußgruppe mit 10 bis 14 Lauten) und die Intervallzeit verkürzt (von 26–28 ms auf 12–14 ms). Die Dauer einer Lautgruppe mit nachfolgender Pause beträgt 85 bis 100 ms und entspricht einer Flügelbewegung. Dabei wird die Lautgruppe im Aufschlag erzeugt, die Pause erfolgt im Abschlag. Während des Fluges reduziert sich die Dauer der einzelnen Laute von ca. 1,4 auf 0,4 ms. Lautdauer und Wiederholrate ändern sich in der Weise, daß immer 4 bis 5 % der Zeit mit Lauten ausgefüllt sind.

Der allgemeine Frequenzaufbau entspricht dem der Ruhelaute (zwei abwärts modulierte Harmonische); nur in der Schlußphase wird der Frequenzumfang dieser beiden Lautanteile eingeschränkt. Die Modulationsrate der niedrigen Frequenzkomponente steigt bei *Desmodus rotundus marinus* von 25–30 kHz/ms im freien Flug auf 50–60 kHz/ms in der Landephase. Im freien Flug beträgt die Intensität ca. 110 dB SPL (umgerechnet auf 10 cm Abstand vom Kopf des Tieres). In der Annäherungsphase wird die Amplitude herabgesetzt (bis auf 85 dB). Die mögliche Bedeutung dieses Effektes wird diskutiert.

Literatur

- BRADBURY, J. W. (1970): Target discrimination by the echolocating bat *Vampyrum spectrum*. J. Exp. Zool. 173, 23–46.
- CAHLANDER, D. A.; McCUE, J. J. G.; WEBSTER, F. A. (1964): The determination of distance by echolocating bats. Nature 201, 544–546.
- CRACKNELL, A. P. (1980): Ultrasonics. London and Basingstoke: Wykeham Publications.
- GLASER, W. (1974): Zur Hypothese des Optimalempfangs bei der Fledermausortung. J. Comp. Physiol. 94, 227–248.
- GRIFFIN, D. R. (1958): Listening in the dark. New Haven: Yale University Press.
- GRIFFIN, D. R.; WEBSTER, F. A.; MICHAEL, C. R. (1960): The echolocation of flying insects by bats. Anim. Behav. 8, 141–154.
- GRIFFIN, D. R. (1971): The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). Anim. Behav. 19, 55–61.
- GRIFFIN, D. R.; SIMMONS, J. A. (1974): Echolocation of insects by horseshoe bats. Nature 250, 731–732.
- GRINNELL, A. D. (1963a): The neurophysiology of audition in bats: Intensity and frequency parameters. J. Physiol. 167, 38–66.
- GRINNELL, A. D. (1963b): The neurophysiology of audition in bats: Temporal parameters. J. Physiol. 167, 67–96.
- GRINNELL, A. D.; HAGIWARA, S. (1972): Adaptations of the auditory nervous system for echolocation. Studies of New Guinea bats. Z. vergl. Physiol. 76, 41–81.
- GUSTAFSON, Y.; SCHNITZLER, H.-U. (1979): Echolocation and obstacle avoidance in the hipposiderid bat *Asellia tridens*. J. Comp. Physiol. 131, 161–167.
- HARTRIDGE, H. (1945): Acoustical control in the flight of bats. Nature 156, 490–494.
- MÖHRES, F. P.; NEUWEILER, G. (1966): Die Ultraschallorientierung der Großblatt-Fledermäuse (Chiroptera – Megadermatidae). Z. vergl. Physiol. 53, 195–227.
- NEUWEILER, G. (1977): Echoortung. In: Lehrbuch der Biophysik. Ed. by W. HOPPE, W. LOHMANN, H. MARKL, H. ZIEGLER. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag. 585–600.
- NOVICK, A. (1971): Echolocation in bats: Some aspects of pulse design. Am. Sci. 59, 198–209.
- POLLAK, G. D.; BODENHAMER, R.; MARSH, D. S.; SOUTHER, A. (1977): Recovery cycles of single neurons in the inferior colliculus of unanesthetized bats obtained with frequency-modulated and constant-frequency sounds. J. Comp. Physiol. 120, 215–250.
- ROBERTS, L. H. (1972): Correlation of respiration and ultrasound production in rodents and bats. J. Zool. 168, 439–449.
- SALES, G.; PYE, D. (1974): Ultrasonic communication by animals. London: Chapman and Hall.
- SCHMIDT, U.; JOERMANN, G. (1981): Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*. I. Charakteristika der Ruhelaute einer kolumbianischen und einer mexikanischen Population. Z. Säugetierkunde 46, 129–136.
- SCHMIDT, U.; SCHMIDT, C. (1977): Echolocation performance of the vampire bat (*Desmodus rotundus*). Z. Tierpsychol. 45, 349–358.
- SCHNITZLER, H.-U. (1967): Discrimination of thin wires by flying horseshoe bats (Rhinolophidae). In: Animal sonar systems. Ed. by R. G. BUSNEL. Jouy-en-Josas: Laboratoire physiologie acoustique. Vol. I, 69–87.

- (1968): Die Ultraschall-Ortungslaute der Hufeisen-Fledermäuse (Chiroptera-Rhinolophidae) in verschiedenen Orientierungssituationen. *Z. vergl. Physiol.* **57**, 376–408.
- (1970): Echoortung bei der Fledermaus *Chilonycteris rubiginosa*. *Z. vergl. Physiol.* **68**, 25–38.
- (1971): Fledermäuse im Windkanal. *Z. vergl. Physiol.* **73**, 209–221.
- SIMMONS, J. A. (1977): Localization and identification of acoustic signals, with reference to echolocation. In: Recognition of complex acoustic signals. Ed. by T. BULLOCK. Dahlem Workshop, Berlin, 239–277.
- SIMMONS, J. A.; FENTON, M. B.; O'FARRELL, M. J. (1979): Echolocation and pursuit of prey by bats. *Science* **203**, 16–21.
- SUTHERS, R. A. (1965): Acoustic orientation by fish-catching bats. *J. Exp. Zool.* **158**, 319–348.
- (1967): Comparative echolocation by fishing bats. *J. Mammalogy* **48**, 79–87.
- SUTHERS, R. A.; THOMAS, S. P.; SUTHERS, B. J. (1972): Respiration, wing-beat, and ultrasonic pulse emission in an echo-locating bat. *J. Exp. Biol.* **56**, 37–48.
- VATER, M.; SCHLEGEL, P.; ZÖLLER, H. (1979): Comparative auditory neurophysiology of the inferior colliculus of two molossid bats, *Molossus ater* and *Molossus molossus*. I. Gross evoked potentials and single unit responses to pure tones. *J. Comp. Physiol.* **131**, 137–145.
- WILEY, R. H.; RICHARDS, D. G. (1978): Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **3**, 69–94.

Anschrift der Verfasser: GERHARD JOERMANN, Prof. Dr. UWE SCHMIDT, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Observations on *Pygoderma bilabiatum* (Wagner)

By P. MYERS

Museum of Zoology, University of Michigan

Receipt of Ms. 1. 10. 1980

Abstract

Studied aspects of the biology of *Pygoderma bilabiatum* (Wagner). The capture of 98 individuals at localities in Paraguay demonstrates that the habitat of this species is tropical forest, that reproduction occurs during the fall and winter (March, July, and August), and that the preferred food is a rapidly digested substance that leaves neither fiber nor seeds in the digestive tract. Karyotypes were obtained from 13 individuals and show $2N = 30,31$ and $FN = 56$. Measurements of the crania of 18 males and 31 females, and the skins of 12 males and 22 females, demonstrate striking sexual dimorphism ($p < .02$ for all characters measured and $< .001$ for most) with females larger. The possibility that *Stenoderma* (*Pygoderma*) *microdon* Peters is based on male *P. bilabiatum* is discussed. Finally, sexual dimorphism in soft anatomical structures of the face, neck, and thorax is noted.

Introduction

Pygoderma bilabiatum is a rare bat inhabiting Amazon and Paraná rainforests in South America. It usually is grouped with seven other stenodermine genera with white shoulder patches and shortened rostra: *Ametrida*, *Ardops*, *Ariteus*, *Phyllops*, *Stenoderma*, *Sphaeronycteris*, and *Centurio* (the white-shouldered bats; GREENBAUM et al. 1975; GARDNER 1977a). Almost nothing is known of its natural history; its morphology is known primarily from skin and skull; and it is the only stenodermine genus for which the karyotype is unreported (GREENBAUM et al. 1975). Recent field work in Paraguay has resulted in the capture of 98 *Pygoderma*, and permits a few observations on its natural history and morphology.